Lane Medical Library

Ueber die

Function der Schwimmblase.

INAUGURAL-DISSERTATION

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

IN DER

MEDICIN UND CHIRURGIE

MIT ZUSTIMMUNG

DER MEDICINISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

am 17. August 1892

NEBST DEN ANGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH VERTHEIDIGEN WIRD

DER VERFASSER

Bruno Priefer

aus Sommerfeld in Brandenburg.

OPPONENTEN:

Hr. Dr. med. A. Mohr.
- Dd. med. P. Radünz.
- Dd. med. A. Richter.

BERLIN.

Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke).

Linienstrasse 158.

Seinem hochverehrten Lehrer

dem Geh. Med.-Rath

Hrn. Prof. Dr. E. du Bois-Reymond

in Dankbarkeit und Ehrfurcht

gewidmet.

Die Frage nach der Bedeutung der Schwimmblase für die damit versehenen Fische ist schon seit dem Jahre 1667, wo Needham sie in seinem Werke „Disquisitio anatomica de formato foetu Lugduni 1667" einer Betrachtung unterzieht, Gegenstand der vielseitigsten Forschung gewesen. Trotzdem sich seit dieser Zeit gerade die bedeutendsten Gelehrten mit jener Frage beschäftigt haben, ist bis auf den heutigen Tag keine Einheit in den Ansichten erzielt worden. Nur darin sind in der neuesten Zeit Alle einig, dass die Schwimmblase ein hydrostatisches Organ sein müsse; diejenigen aber, welche dieser Meinung nicht beipflichten, drücken sich nur negativ aus, indem sie sagen, sie sei kein hydrostatisches Organ. Aber selbst die Ansichten über die Function als Bewegungsorgan sind so verschieden, dass keine neben der anderen bestehen kann. Von früheren Ansichten sind noch bemerkenswerth die von Fischer (1795), der der Schwimmblase eine den Kiemen ähnliche Wirkung zuzuertheilen geneigt ist, und die von Treviranus (1816), der die Schwimmblase als Wetterorgan betrachtete. Diese letztere Meinung besonders ist wohl nie ernsthaft zur Anerkennung gekommen, und die vorige nur insofern, als ihr Armand Moreau, der diese Verhältnisse am Eingehendsten untersucht hat, eine rein zufällige respiratorische Function einräumt.

Um nun aus diesem Labyrinth der Meinungen zu einem festen Stützpunkt zu gelangen, scheint es mir zweckmässig, zuerst die anatomischen Beziehungen dieses Organs in Kurzem anzudeuten.

Zunächst fällt auf, dass keineswegs alle Fische dieses Organ besitzen; sie fehlt den Leptocardiern, Cyklostomen und Selachiern. Nur soviel steht fest, dass gerade die palaeontologisch zuerst vorkommenden Arten sie nicht besitzen, ihr Auftreten also einen Fortschritt

in der Organisation des Fisches zu bedeuten scheint. Worin dieser Fortschritt besteht, das zu untersuchen soll die Aufgabe dieser Arbeit sein.

Bei den Fischen, welche die Schwimmblase besitzen, bildet dieselbe einen mit Gas erfüllten, membranösen Sack, der bei den Cyprinen in zwei hinter einander gelegene Abtheilungen zerfällt und bei Polypterus paarig ist. Bei anderen Arten, wie z. B. den Gadidae, zeigt sie seitliche Ausbuchtungen. Sie liegt unter den Rippen und der Wirbelsäule im oberen Theile der Bauchhöhle und ist von dieser gewöhnlich nicht getrennt. Nur bei einigen Arten, wie z. B. Trigla, ist sie von der Bauchhöhle durch eine zwerchfellähnliche Membran, die aus circulären und radiären Muskelfasern besteht, abgegrenzt. Durch Zusammenziehungen dieser Membran verstehen die Thiere Töne hervorzubringen, was indessen nach der Meinung von Moreau eine nebensächliche Function ist. Ich will diese hier nur kurz erwähnt haben, um sie nachher zu übergehen. Die Wandung besteht aus einer äusseren elastischen, zuweilen mit Muskeln belegten Membran und einer inneren Schleimhaut, in der arterielle Blutverzweigungen Wundernetze, sogenannte rothe Körper bilden. Wie weit diese als drüsenähnliche Gebilde aufzufassen sind, möge man selbst nach den Abhandlungen von Corning und Coggi (Morphol. Jahrb. Bd. XIV 1888 und Bd. XV 1889 S. 555) beurtheilen. Die Innenfläche ist meist glatt, selten mit maschigen Vorsprüngen versehen, welche zur Entstehung zelliger Hohlräume führen, wie solche sich bei den Schwimmblasen der Ganoiden und Dipnoer zeigen. Die Schwimmblase entwickelt sich aus einer Ausstülpung des Darmrohres und ist somit vergleichend-anatomisch den Lungen der höheren Thiere gleichwerthig. Ihre Abstammung verräth sich auch später noch durch einen Gang, den Ductus pneumaticus, der sie mit dem Darmrohr verbindet und ebenso oft offen wie geschlossen ist. Mit Blut versorgt wird die Schwimmblase von der Arterie des vierten Kiemenbogens, gewöhnlich nachdem das Blut die Kiemenblättchen durchflossen hat, seltener direct. Das erstere trifft bei fast allen Fischen zu, so dass dort die Schwimmblase arterielles Blut bekommt. Der zweite Fall, wo die Schwimmblase unmittelbar, also mit ve-

nösem Blut versorgt wird, trifft zu bei den Dispnoërn und Gymnarchus. Hier ist also kein Zweifel über ihre Function, hier ist sie Lunge. Ja selbst der Ductus pneumaticus zeigt eine deutliche Glottis. Die Innervirung geschieht durch den Nervus pneumogastricus und sympathicus, deren Endigungsweise in dem Organ noch nicht bekannt ist.

Nach dieser kurzen anatomischen Abschweifung will ich wieder zu der Hauptfrage zurückkehren: Welche Function erfüllt die Schwimmblase? Doch bei dieser Fragestellung stellt sich schon eine Schwierigkeit entgegen, nämlich die: nach welchen Gesichtspunkten beurtheilt man die Function eines Organs?

Hier stehen zwei Wege der Untersuchung offen: Der eine betrachtet lediglich das Organ und seinen Träger, indem er nur ihre gegenseitigen Beziehungen zu erforschen sucht, der andere benutzt an der Hand der Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie die an anderen Thieren gemachten Erfahrungen, indem er dem Grundsatze huldigt: entwickelungsgeschichtlich gleichwerthige Organe müssen auch analoge Functionen haben.

Beide Wege sind zur Beantwortung dieser Frage beschritten worden, wenn auch mit verschiedenem Glück.

Die dem ersten Wege folgten, gingen von der physikalischen Betrachtung aus, die Schwimmblase, erfüllt mit einem gasförmigen, elastischen Medium, verbunden mit dem Fischkörper, der specifisch schwerer als Wasser ist, müsse ganz den Gesetzen des Boyle'schen Schwimmers unterliegen. Alle Ansichten über die hydrostatische Function gehen von diesen Gesichtspunkten aus und lassen den Fisch die Eigenschaften dieses Apparates gebrauchen, unter Umständen verändern. Die anderen gehen von der Ueberlegung aus, dass die Schwimmblase sich ebenso entwickele wie die Lunge der höheren Thiere. Gleichwohl vermochten sie deren physiologische Analogie nicht nachzuweisen, was immer wieder zu den mechanischen Anschauungen zurückführte.

Unter den Eigenschaften nun, die ein Organ besitzt, ist es oft äusserst schwer, die herauszufinden, welche zu erreichen, der Organismus bei seiner Anlage bezweckte. Dieses ist die wahre Function, alle anderen sind begleitende Erscheinungen.

Um ein Beispiel zu gebrauchen, stelle man sich einen Augenblick vor, es behaupte Jemand, dem die fundamentale Bedeutung der Lunge nicht bekannt wäre, dieselbe sei bei den Thieren und Menschen in Verbindung mit der Trachea und Glottis ein Organ, um Töne hervorbringen zu können. Er hätte in gewissem Sinne Recht und in anderem Unrecht, denn es wird heute kein Mensch bezweifeln, dass die Lunge nicht angelegt sei, damit der Mensch sprechen und die Vögel singen könnten, sondern desshalb, um das grössere Sauerstoffbedürfniss der höheren Thiere befriedigen zu können. Fassen wir also dieses als den Beweggrund auf, welcher die Anlage und Entwickelung der Lunge bedingt hat, so lässt sich die Vervollkommnung der letzteren von den Dyspnoërn bis zu den Vögeln vollständig begreifen. Es lässt sich aber auch begreifen, dass je früher ein Organ in der Entwickelungsreihe der Thiere auftritt, es sich desto mehr dem Organismus anpasst. Der Organismus wird es auch in anderer Beziehung gebrauchen lernen, reiche Wechselbeziehungen werden zwischen beiden bestehen. Nichtsdestoweniger sind die daraus sich neu ergebenden Eigenschaften secundärer Natur, welche die Fundamentalfunction nicht berühren.

Nach dieser Vorausschickung könnte ich zur Betrachtung der einzelnen Meinungen über die Function der Schwimmblase übergehen. Dies setzt voraus, dass dieselbe bei allen Fischen gleiche Function habe, was jedoch fraglich ist. Ich hatte vorher erwähnt, man könnte annehmen, dass entwickelungsgeschichtlich gleichwerthige Organe auch analoge Function hätten. Nun ist aber die Schwimmblase nicht immer entwickelungsgeschichtlich gleichwerthig. Bei den Fischen, wo die Schwimmblase aus zwei hintereinander liegenden Abtheilungen besteht, entwickelt sich die vordere aus dem Gehörorgan. Insofern ist es möglich, dass die vordere Blase eine andere Function hat, als die hintere. Das soll jedoch nicht ausschliessen, dass sie durch Verbindung mit der hinteren mit in deren Function hineingezogen sein könnte. Auf die Möglichkeit verschiedener Function der beiden Schwimmblasenabschnitte hat schon E. du Bois-Reymond in seinen „Untersuchungen über den Zitteraal“ hingewiesen.

Wenn ich jetzt also die Function der Schwimmblase untersuchen will, so möchte ich von vornherein betonen, dass ich nur die Schwimmblase berücksichtigen will, welche sich als Ausstülpung aus dem Darmrohre entwickelt. Man sollte nun meinen, dass diese wenigstens alle gleiche Functionen hätten. Doch da hat Johannes Mueller einen Unterschied aufgedeckt.

Bei der Frage nämlich, ob die Schwimmblase, da sie, wie oben erwähnt, entwickelungsgeschichtlich den Lungen gleicht, ihnen auch physiologisch entspricht, kam es darauf an, eine genaue Begriffsbestimmung für die Lunge zu gewinnen. J. Mueller entschied sich dahin, dass zu diesem Begriffe nothwendig die Anwesenheit einer venösen Gefässvertheilung in den Wandungen gehöre. Diese Forderung trifft zu bei den Dipnoërn und Gymnarchus. Desshalb hat man sich auch keinen Augenblick besonnen, ihre Schwimmblase als wahre Lunge zu betrachten. Ja, hatte man erst das venöse Gefässsystem nachgewiesen, so kümmerte man sich keinen Augenblick mehr um die hydrostatische Function. Die übrigen Schwimmblasen dagegen, in deren Wandungen die Gefässe arteriell sind, konnten nach dieser Begriffsbestimmung keine Lungen sein und wurden daher den spitzfindigsten Betrachtungen über ihre hydrostatischen Eigenschaften unterworfen. Ohne der Definition von J. Mueller zu nahe zu treten, werde ich später zeigen, dass die Schwimmblase trotzdem eine respiratorische Function haben kann.

Ehe ich nun zur Kritik der hydrostatischen Eigenschaft übergehe, will ich der Vollständigkeit halber noch die Ansicht des Treviranus, welcher in der Schwimmblase ein Wetterorgan sieht, erwähnen. Diese Auffassung ist von ihm wenig begründet. Sie wirkt ein wenig komisch, doch scheint sie etwas Wahres zu enthalten, wenn auch nicht in dem Sinne ihres Urhebers. Treviranus hat unzweifelhaft die Wahrnehmung gemacht, dass Fische bei schlechtem Wetter auf den Grund des Wassers zu gehen pflegen. Mir scheint dieses Verhalten im Zusammenhange zu stehen mit dem, wie es Fische zeigen, wenn sie mit dem Gefässe, in dem sie sich befinden, unter die Glocke einer Luftpumpe gebracht werden. Moreau unterwarf Fische mit

Schwimmblase der Wirkung einer Luftpumpe. So lange der Druck nicht verringert wurde, blieben die Fische in einer gewissen Höhe ruhig stehen. Verringerte sich aber der Luftdruck, so suchte der Fisch sofort nach abwärts zu steigen. Die Erklärung des Versuches ist auf folgende Weise gegeben:

Wird der Luftdruck verringert, so dehnt sich die Luft in der Schwimmblase aus und dehnt damit auch den Fisch, was wohl mit einem Gefühl des Unbehagens verbunden sein kann. Indem der Fisch hinabsteigt, sucht er die Druckabnahme durch den Druck einer grösseren Wassersäule auszugleichen und dadurch seine eigene Dehnung zu vermeiden. Für gewöhnlich nun pflegt mit dem schlechten Wetter eine Luftdruckabnahme einherzugehen, sodass man sehr lange Zeit das Barometer als allein maassgebend für die Wetterbestimmung hielt. Somit scheint mir die Ansicht des Treviranus soweit zuzutreffen, als der Fisch für Dehnung seiner Blase empfindlich ist.

Nunmehr komme ich zu dem wichtigsten Theile, nämlich zu erweisen, dass die hydrostatischen Eigenschaften der Schwimmblase nicht hinreichend zur Erklärung ihrer Function sind.

Die älteste Theorie hierüber findet man bei Borelli (de motu animalium 1685). Dieser stellte sich vor, dass der Fisch im Stande sei, durch Zusammenziehung von Muskeln, die auf die Schwimmblase einwirken, sein specifisches Gewicht zu vergrössern und durch Nachlassen zu verringern, was ein Steigen oder Sinken des Fisches zur Folge haben sollte. Dieser Meinung haben sich bis in die Gegenwart eine grosse Anzahl Autoren in mehr oder weniger veränderter Form angeschlossen. Ich will die Wichtigsten hiervon in kurzen Worten anführen. So sagt Biot (Mémoires de la Soc. d'Arc. Th. I, S. 253): On sait que etc. „Viele Fische enthalten in ihrem Inneren eine mit Luft erfüllte Blase. Dieselbe dient ihnen dazu, im Wasser zu steigen oder zu fallen, da sich ihr specifisches Gewicht vermindert oder vermehrt, je nachdem sie die Luft ausdehnen oder zusammendrücken."

Eine etwas andere Vorstellung von der Bedeutung der Schwimmblase hatte im Gegensatz zu Borelli De-

laroche (Annales du Musée d'hist. nat. 1809, S. 262. Observations sur la vessie des poissons). „Die Muskeln, welche bei einer grossen Zahl von Arten in den Wandungen der Schwimmblase gelegen sind, dienen wahrscheinlich dazu, das darin enthaltene Gas mehr oder weniger stark zu comprimiren, aber nicht, wie Diejenigen meinen, welche die Hypothese Borelli's angenommen haben, um das specifische Gewicht zu ändern, sondern im Gegentheil, um dasselbe immer gleich zu haben. Die Fische können sich erheben oder senken, ohne dass der auf sie ausgeübte Druck der grösseren oder kleineren Wassersäule ihr Volumen ändert und in Folge dessen, ohne dass sich das eingeschlossene Gas ausdehnt oder zusammenzieht. Damit ihr specifisches Gewicht sich nicht ändert, muss es eine immer handelnde Ursache geben, welche die Ausdehnung und Zusammenziehung hindert. Eine solche scheint die Function der Muskeln der Schwimmblase zu sein."

Cuvier (Annales du Musée 1809 S. 181): „Der hauptsächlichste Theil der allgemeinen Meinung, welcher wirklich das Problem löst, ist die Ansicht, die Schwimmblase sei dazu da, dem Fisch beim Steigen und Fallen behülflich zu sein, je nachdem sie ausgedehnt oder zusammengedrückt ist. Wir gestehen, dass wir nicht einsehen, warum Delaroche diese Ansicht verwirft."

J. Mueller (Untersuchungen über die Eingeweide der Fische 1845) sagt, es reiche bei einem mit der Schwimmblase versehenen Fische eine starke Zusammenpressung dieser Blase hin, sei es mit Hülfe eigener Muskeln, wenn er sie besitzt, sei es mit Hülfe der Muskeln der Seitenwände, um den Fisch sich senken zu lassen, und umgekehrt. Man sieht hier die Ansicht Borelli's wieder vertreten.

Eine genauere und bei Weitem umfangreichere Darstellung über den Werth der Schwimmblase, welche im Princip den Ansichten Borelli's folgt, finden wir bei Bergmann (Bergmann und Leuckart, Vergleichend anatomische und physiologische Uebersicht des Thierreiches 1852) und in neuerer Zeit bei O. Liebreich (Archiv für Anatomie und Physiologie, physiologische Abtheilung, Suppl. Bd. 1890). Letzterer hat in äusserst

sinnreicher Weise unter Voraussetzung der Borelli'schen Hypothese die Bewegungsgesetze der Fische berechnet. Hier genauer darauf einzugehen, würde zu weit führen.

Stannius ist der Meinung, die physiologische Rolle der Schwimmblase sei Gasentwicklung, deren freiwillige oder unfreiwillige Zusammendrückung oder Ausdehnung eine Aenderung der Dichte oder Verlegung des Schwerpunktes zur Folge habe. Alle diese Anschauungen sind so, dass es nicht nöthig ist, sie einzeln zu widerlegen. Schon der blosse Vergleich zeigt, dass alle von einer unerwiesenen Hypothese ausgehen, nämlich der, dass der Fisch vermöge seiner Muskeln die Schwimmblase zusammenzudrücken im Stande sei. Ja, selbst wenn dies richtig wäre, so hätte immer erwiesen werden müssen, dass der Fisch sich ihrer zu hydrostatischen Zwecken bediene. Dass dies nicht der Fall ist, hat A. Moreau in drei Experimenten bewiesen. Ich will diese hier ganz kurz erwähnen.

1. Er nahm einem Fische durch einen passenden Apparat die freie Beweglichkeit seiner Flossen. Durch ein an der Bauchseite angebrachtes Gefäss mit Quecksilber und durch eine am Rücken angebrachte hohle Glaskugel hielt er den Fisch in seiner natürlichen Lage, ohne auf den Körper des Fisches einen Druck auszuüben. Das specifische Gewicht des Ganzen machte er gleich 1. Diesen Fisch brachte er nun in ein Gefäss mit Wasser, über dem er den Luftdruck nach Belieben ändern konnte. Der Versuch zeigte, dass der Fisch sich freiwillig zu bewegen nicht im Stande war und bei Aenderungen des Luftdruckes sich verhielt wie ein Boyle'scher Schwimmer.

2. Moreau brachte einen Fisch in ein vollständig mit Wasser gefülltes Gefäss, welches nur an der oberen Seite eine Oeffnung hat, in die eine horizontale Röhre mündet. Das Wasser steht in dieser Röhre bis zu einer bestimmten Marke. Aendert sich das Volumen des Fisches im Gefäss, so muss der Wassermeniskus vor- oder zurückgehen. Der Fisch kann sich frei bewegen. Der Versuch zeigt, dass das Volumen des Fisches, ob er steigt oder fällt oder ruhig an einer Stelle verharrt, immer der Höhe entspricht, in welcher er sich befindet.

3. Moreau setzt den eben beschriebenen Apparat mit dem Fische in einen geschlossenen Cylinder, den er mit einer Pumpe und einem Manometer in Verbindung bringt. Der Apparat functionirt wie oben. Hat der Fisch eine gewisse Höhe eingenommen, so befindet sich der Wassermeniskus an einer bestimmten Stelle der Scala. Verringert nun Moreau durch Ansaugen mit der Pumpe den Druck im grossen Gefäss, so schreitet der Wassermeniskus vor zum Zeichen, dass sich das Volumen des Fisches vermehrt hat. Umgekehrt ist es bei Druckvermehrung.

Diese Versuche beweisen, dass die Volumenschwankungen des Fisches nicht activ, sondern passiv sind, der Fisch also auf keinen Fall seine Schwimmblase willkürlich zusammenzudrücken im Stande ist. Somit ist die Ansicht Borelli's für immer widerlegt.

Zu weiteren ungünstigen Resultaten über die hydrostatische Function der Schwimmblase ist auch Carbonnel Salle (Compt. rend. 104, 1332) gekommen. Er studirte am Schlei, Barsch, Hecht u. s. w. die Druckverhältnisse in der Schwimmblase, die er durch einen eingestochenen Trocart mit einem registrirenden Apparate in Verbindung gebracht hatte. Seine Beobachtungeu bringen ihn zu dem Schlusse, der Schwimmblase überhaupt jede hydrostatische Function abzusprechen. Ja, selbst J. Mueller hat ein der oben angeführten Function wenig günstiges Experiment gemacht. Er schnitt Fischen die Flossen ab und sah, dass dieselben auf den Boden fielen und sich nicht mehr erheben konnten. Man hat das so gedeutet, dass der Fisch in Folge des operativen Eingriffes die Schwimmblase zusammengezogen habe. Doch scheint mir nach Obigem richtiger zu sein, zu meinen, man habe dadurch dem Fisch sein Bewegungsorgan genommen und ihn dadurch gehindert, sich zu bewegen.

Am Ungünstigsten ferner dafür, die Schwimmblase als Bewegungsorgan aufzufassen, sind die Versuche von Gouriet.

Dieser hat Fischen die Schwimmblase operativ entfernt und gesehen, dass die Fische sich nach gelungener Operation vollständig frei bewegen konnten. Dasselbe Experiment hat Gréhant (Journal de l'anat. et de la phys. VII 213) wenn auch zu anderen Zwecken gemacht und

giebt an, dass die Fische noch vier Tage vollständig munter umherschwammen.

Nach diesen Vorausschickungen möchte ich noch einige Angaben erwähnen, die J. Mueller bezüglich einiger Arten von Siluroiden macht. Es scheint mir zweifelhaft, ob ihre Deutung richtig ist. Der besonders beim Synodon ausgebildete Apparat besteht darin, dass der vordere Theil der Schwimmblase durch zwei Knochenplatten, die durch federnde Stiele an der Wirbelsäule befestigt sind, zusammengedrückt wird. Durch Muskelkräfte kann er wieder ausgezogen werden. Ein ähnlicher Apparat befindet sich bei etlichen Gattungen Ophidium. Der Zweck dieser Einrichtung sollte der sein, dass die Fische durch Anziehen der Knochenplatten ihr Volumen vergrössern, folglich im Wasser steigen und durch Nachlassen sich wieder senken sollten. Man sieht, dass dieser Schluss wieder nach anatomischen Thatsachen gezogen ist, die aber nichts weiter als die schlechthinige Möglichkeit solchen Gebrauches besagen. Wie misslich es aber ist, nach reinen anatomischen Thatsachen die Function eines Organs aufzubauen, hat sich an der Hypothese Borelli's gezeigt.

Was die Function der Schwerpunktsverlegung des Fisches betrifft, so ist sie bis jetzt von keinem Forscher als die Grundfunction der Schwimmblase angesehen worden, sondern nur als eine zufällig nebenher bestehende. Nichtsdestoweniger will ich mit wenigen Worten hier darauf eingehen.

Man hat gemeint, indem man die Hypothese Borelli's erweiterte, der Fisch vermöge seine Schwimmblase auch nur theilweise zusammenzupressen z. B. den vorderen Theil, was dann zur Folge haben würde, dass das Kopfende des Fisches dadurch schneller zu sinken und beim Nachlassen des Muskeldruckes zu steigen vermöchte. Natürlich würde dies bei der Auf- und Abwärtsbewegung für den Fisch von grossem Vortheil sein, da der Kopf um eine horizontale Axe ganz und gar unbeweglich ist, gegenüber den Fischen ohne Schwimmblase, wo dieser Theil wenigstens eine beschränkte Beweglichkeit haben soll. Die Versuche Monoyer's widerlegen diese Ansicht:

1. Monoyer schnitt Fischen die Brust- oder Anal-

flosse ab und beobachtete dann eine verticale Haltung des Fisches, mit dem Kopf nach oben oder unten, wenn der Fisch leichter als Wasser und umgekehrt, wenn er schwerer war. Das Gleichgewicht war also gestört trotz unverletzter Schwimmblase.

2. Entleert man bei Fischen, bei denen die Schwimmblase zwei hinter einander gelegene Abtheilungen bildet, die vordere oder hintere, so bleibt die eine oder die andere leer, oder füllt sich nur sehr langsam, trotzdem sie mit der hinteren zusammenhängt. Nach dieser Operation nun sollen die Fische in verticaler Richtung mit dem Kopf nach unten oder oben stehen, je nachdem man ihnen die vordere oder hintere Blase entleert hat. Diese Zwangsstellung tritt aber nur ein, wenn der Fisch nach der Operation in sauerstofffreies oder verdorbenes Wasser gebracht wird, oder die Eingeweide bei der Operation verletzt sind. Bringt man ihn in gutes Wasser, so versteht er durch zweckmässiges Flossenspiel sich sehr bald wieder in normaler Lage zu bewegen, ein Beweis dafür, dass die Schwerpunktslage des Fisches nicht maassgebend ist für seine Stellung, und diese nicht abhängig von dem hypothetischen Contractionszustande der Schwimmblase, sondern nur von dem Spiel der Flossen. Nichtsdestoweniger ist ein Fall denkbar, dass die Schwimmblase die Auf- und Abwärtsbewegung des Fischkopfes begünstigt, nämlich dann, wenn vor dem Schwerpunkte des Fisches ein grösserer Theil des Schwimmblasenvolumens liegt, als hinter demselben. Denn dann wird bei jeder Volumenänderung der Blase das vordere Ende mehr ausgedehnt oder zusammengepresst, als das hintere. Es folgt daraus, dass beim Steigen oder Fallen des Fisches das vordere Ende schneller specifisch leichter oder schwerer wird, als das hintere. Ich habe etliche Fische daraufhin untersucht und gefunden, dass vor dem Schwerpunkt ungefähr $^2/_3$ des ganzen Volumens gelegen waren. Doch wären zur Entscheidung dieser Frage noch umfassendere Versuche nöthig.

Es bleibt uns noch die letzte und am besten gestützte Ansicht übrig, nämlich die von Armand Moreau. Sie ist zusammenhängend niedergelegt in den „Recherches physiol. par A. Moreau 1876.“ Bei Gelegenheit von

Gradmessungen auf den Inseln Iviza und Formentera hatte Biot die merkwürdige Entdeckung gemacht, dass Tiefseefische mit aufgetriebenem Bauche und heraushängender Blase an die Oberfläche des Wassers kommen. Er deutete diese Thatsache richtig so, dass bei Tiefseefischen die Blase soviel Luft enthält, dass sie dem umgebenden Wasserdrucke das Gleichgewicht hält. Sein Erstaunen wuchs, als er bei der Analyse dieser Luft den Sauerstoffgehalt mit der Tiefe proportinal zunehmend fand, in der der Fisch gefangen wurde, so dass z. B. ein Fisch, der aus einer Tiefe von 1000 m stammte, die Schwimmblase 87% enthielt. Diese Thatsachen veranlassten Moreau, die Sache experimentell zu prüfen. Er versenkte Fische, in einem Kasten eingeschlossen, in die Tiefe von 8 m. Wie bereits nachgewiesen, wurden sie selbstverständlich durch den höheren Wasserdruck comprimirt. Doch nun zeigte sich eine überraschende Thatsache: die Fische schieden Luft in die Schwimmblase ab und vermehrten dadurch ihr Volumen bis zur früheren Grösse. Nach Messungen, die Moreau nach Hervorziehen der Fische an die Oberfläche anstellte, hatte das Volumen zugenommen nach zwei Tagen um 6,56, nach weiteren zwei Tagen um 1,76 ccm. Umgekehrt, brachte er den versenkten Fisch, welcher in der Tiefe sein Volumen durch Luftabscheidung vergrössert hatte, an die Oberfläche, so verringerte sich sein Volumen am ersten Tage um 3,84, am zweiten um 2,56, am dritten um 1,44 und am vierten um 0,16 ccm. Moreau untersuchte nun die Natur dieser Gase; er fand, dass nach der Vermehrung der Sauerstoffgehalt bis 60% und mehr zunahm. Dieser hohe Sauerstoffgehalt schien durch Diffusion aus dem Wasser nicht mehr erklärt werden zu können, er schloss desshalb, er werde secernirt. Vollends bestärkt wurde er in seiner Ansicht, als nach Sympathicusdurchschneidung der Sauerstoffgehalt zunahm. Umgekehrt wird bei Verkleinerung des Volumens der Sauerstoff absorbirt. Man könnte nun dieses letzte für eine Art der Athmung halten. Doch machte Moreau gleich den richtigen Einwand. Denn es ist klar, dass, wenn der Fisch den Sauerstoff, den er athmen will, erst secerniren d. h. aus chemischen Verbindungen abscheiden muss, so würde für ihn eher Energie verloren als gewonnen

werden. Nach dieser Ueberlegung beurtheilte Moreau das Problem nur noch von der hydrostatischen Seite. Er sagte sich: der versenkte Fisch wird von der grösseren Wassersäule zusammengedrückt, also specifisch schwerer gemacht; um wieder leicht zu werden, secernirt er Gas. Der wieder nach oben gebrachte Fisch wird von der inneren Luft ausgedehnt, er ist specifisch zu leicht: er absorbirt Sauerstoff. Moreau schloss daraus, der Fisch thue dies zu dem Zwecke, um das specifische Gewicht des Wassers zu bekommen. Noch auf eine andere Weise suchte Moreau diese Ansicht zu stützen. Er machte den Fisch künstlich specifisch schwerer, indem er ihm mit einem Trocart Luft entzog. Diese Art des Versuches bot noch ausserdem den Vortheil, den Fisch jetzt leichter beobachten zu können. Ueber das Resultat sagt Moreau in den Comptes rendus de l'Acad. des sciences. 1863 T. LVII, S. 817: „Wenn die Blase entleert ist, bleibt der Fisch am Grunde des Gefässes, wo ihn seine vermehrte Dichte zurückhält (!), er kriecht vielmehr, als dass er schwimmt u. s. w. er fängt leicht zu schwimmen an, wenn die Blase sich mit neuer Luft gefüllt hat.“ In diesen Worten ist Moreau's Ansicht über den Zweck der Schwimmblase am besten wiedergegeben. Um es noch einmal kurz zu sagen: Moreau meint, die Schwimmblase sei dazu da, dem Fisch das specifische Gewicht gleich eins zu geben, und dieses sei dem Fisch nöthig, um schwimmen zu können.

Sein Gegner M. Gouriet citirt die oben angeführte Stelle in den „Annales des sciences naturelles“ 1886, S. 369, und führt als Gegenbeweis an, was ich wohl am besten der Wichtigkeit halber mit seinen eigenen Worten wiedergebe: „Or, j'ai vu des poissons venir à la surface immédiatement après l'opération par le trocart. D'ailleurs, comment se fait-il que la Tauche et les autres Poissons descendent si bien et montent si bien après qu'on leur a enlevé la vessie? On ne dira pas que le gaz a pu se reformer: l'organe sécréteur n' y était plus.“

Moreau giebt zu, dass M. Gouriet dies gesehen habe, doch meint er, dass dies nicht seine Ansicht widerlege. An einer späteren Stelle spricht er den Verdacht aus, dass bei der Operation Luft in den Bauch des

Fisches eingetreten sein könnte, welche ihn leicht gemacht habe. Diese Experimente Gouriet's sind in den letzten Jahren durch Gréhant („Journal de l'anatom. et de la phys." VII. 213) bei Gelegenheit von Respirationsversuchen nachgemacht worden. Gréhant machte einen Schnitt an der Seite der Bauchflosse, unterband den Luftcanal, löste die Schwimmblase heraus, vernähte die Wunde und setzte den Fisch in das Wasser zurück. Vier Tage nach der Operation war die Wunde verheilt, er schwamm munter umher, sodass an ihm wie an jedem anderen Respirationsversuche gemacht werden konnten. Ihre Resultate werden uns weiter unten beschäftigen. Diese Operation wurde öfter wiederholt. Sie beweist, dass Gouriet mit seiner Behauptung Recht hatte. Moreau selbst hat diese Operation ausgeführt und oft dieselben Resultate gesehen. Nur ein Umstand machte ihn stutzig. Hatte er Fischen mit Luftgang unter der Glocke der Luftpumpe die Luft ausgepumpt und diese nachher unter gewöhnlichem Luftdruck in das Bassin gebracht, so „krochen die Fische vielmehr als dass sie schwammen" und verhielten sich träger als die operirten Fische. Beide Fische sind im specifischen Gewicht vergrössert, der erste unverletzt, der zweite operirt. Dies brachte ihn zu der Ansicht, dass während der Operation Luft eingedrungen wäre. Dass dies aber ausgeschlossen ist, habe ich schon erwähnt. Mir scheint eine andere Erklärung verständlich. Entleert man Fischen mit in der Mitte getheilter Blase den vorderen oder hinteren Abschnitt, so stehen sie mit dem Kopfe nach unten oder oben. Wie bereits erwähnt, hängt diese Zwangsstellung nicht vom specifischen Gewichte ab, sondern vom Kräftezustand des Fisches und letzterer ist gestört bei Mangel an Sauerstoff. Der Fisch mit entleerter Blase ist bei normalem Wasser in ähnlicher Lage. Er scheidet nach Moreau Sauerstoff in dieselbe aus; er verliert also einen Theil seines geathmeten Sauerstoffs gegenüber dem operirten Fische, der keinen Sauerstoff verliert, da er ja keine Schwimmblase mehr hat. Dies widerlegt also den einen Theil der Moreau'schen Hypothese. Der Fisch kann schwimmen auch ohne Schwimmblase.

Der andere Theil der Moreau'schen Hypothese ist, die Schwimmblase sei dazu da, dem Fisch das speci-

fische Gewicht gleich 1 zu geben. Dass die Schwimmblase dazu da sei, harrt auch bei Moreau noch des Beweises. Doch wenn man das auch hingestellt sein lässt, so fragt es sich, ob sie es wirklich thut.

Das Wasser wird bekanntlich selbst bei hohem Drucke nur wenig comprimirt, mithin muss der Fisch, um das specifische Gewicht 1 zu haben, in allen Tiefen dasselbe Volumen behalten. Nehmen wir nun die Gesammtheit der Gewebe bei allen Fischen specifisch schwerer als Wasser an, so wird zwischen dem Gewicht der Gewebe und dem Volumen der Schwimmblase ein bestimmtes relatives Verhältniss bestehen müssen, sodass das specifische Gewicht des ganzen Systems gleich 1 ist. Es ist doch nun anzunehmen, dass die Natur dann auch der Schwimmblase diese bestimmte Grösse gegeben und die übrigen anatomischen Einrichtungen dieser Grösse angepasst habe. Da die Thoraxwände des Fisches elastisch sind und durch Vergrösserung des Wasserdruckes sich nach innen biegen, durch Verkleinerung desselben durch die sich ausdehnende Luft nach aussen getrieben werden, so wird unzweifelhaft die richtige anatomische Anordnung der Theile dann Statt finden, wenn innerer und äusserer Druck gleich sind. In diesem Falle würde also der Fisch sein Volumen haben, das ihm von der Natur bestimmt ist, und welches er zu erreichen strebt. Ich will es der Kürze halber sein „normales Volumen" nennen. Es fragt sich nun, ob das normale Volumen des Fisches, wie Moreau annimmt, wirklich gleich 1 ist. Die Thatsache liesse sich nach den oben angeführten Gesichtspunkten sehr leicht durch Volumenmessungen entscheiden, doch fehlen augenblicklich diese gänzlich. Nichtsdestoweniger lässt sich der Sache auch so beikommen. Es giebt Fische mit Schwimmblase, die immer in gleicher Höhe am Grunde der Gewässer leben, also doch Zeit genug gehabt haben, um den von Moreau angegebenen Zweck erreichen zu können, und stets specifisch schwerer als Wasser sind. Ferner wird Einem jeder Fischer sagen, dass die einen Fische verhältnissmässig eine grosse, andere eine kleine Blase haben. Ja, Moreau selbst und J. Mueller nennen verschiedene Fische, deren specifisches Gewicht stets grösser als 1 sei. Ausserdem giebt auch

Monoyer (Annal. des sciences naturelles V. 6) an, dass das specifische Gewicht bei manchen Fischen grösser, bei manchen kleiner als 1 ist: so z. B. soll ein Fisch l'Ablette ein specifisches Gewicht haben, das kleiner als 1 ist, und der Goujou ein solches, das grösser als 1 ist. Man muss also sagen, dass der Fisch durch Gasabscheidung oder Absorption nicht das specifische Gewicht 1 zu erreichen sucht, sondern sein normales Volumen. Es liessen sich noch Gesichtspunkte anführen bezüglich der Langsamkeit, mit der die Ausscheidung und Absorption der Gase vor sich geht. Doch möge Vorstehendes genügen.

Man sieht also, dass die Moreau'sche Ansicht ein Constructionsproduct ist, was in Wirklichkeit nicht zutrifft.

Ja, selbst zugegeben, Moreau hätte Recht, so wäre nicht einzusehen, wesshalb die sonst so zweckmässig arbeitende Natur dem Fisch nicht eine knöcherne Schwimmblase angelegt hätte. Hierbei würde das Volumen nicht variiren, und das Organ viel besser und zu jeder Zeit seinen Zweck erfüllen. Wozu dann noch die grosse physiologische Arbeit der Absorption und Auscheidung von Gas, das noch dazu aus Sauerstoff besteht, an welchem die Umgebung der Fische doch wahrlich keinen Ueberfluss hat? Würde diese wohl bei einem Fische in 1000 m Tiefe, wo das Volumen des Fisches sich sehr wenig ändert, die Gasabscheidung aber sich verhundertfacht, im Verhältniss zum hydrostatischen Nutzen stehen? Wäre es der Zweck der Schwimmblase, den Fisch specifisch leichter zu machen, damit er der Ruhe wegen nicht erst bis auf den Grund zu gehen brauchte, so müsste man vermuthen, dass die Fische mit Schwimmblase gerade in sehr tiefen Gewässern ihre Verbreitung hätten und die ohne dieselbe in seichten. Die Thatsachen sprechen aber eher dagegen als dafür. Ferner erzählen Reisende, dass Haifische wochenlang den Schiffen zu folgen vermögen, ohne auf dem Grunde ausruhen zu müssen; dagegen liegen Fische mit Schwimmblase bei der Ruhe platt am Boden, wie z. B. der Blei und der Macropodus venustus.

Bedenkt man noch die Gefahren, welche ihr Besitz bei Tiefseefischen mit sich bringt, so erscheint ihre hydrostatische Bedeutung in der That sehr zweifelhaft.

Nimmt man an, das Bedürfniss des Organismus habe die Schwimmblase zu irgend einem beliebigen Zwecke angelegt. Was würde dann wohl die Folge sein? Der Fisch, der durch Schwimmblase leichter geworden, würde einen Theil seiner Musculatur und Flossenstärke entbehren können. Es dürfte desshalb auch nicht wunderbar erscheinen, dass der Fisch, wenn er einmal seinen Organismus dem Vorhandensein der Schwimmblase angepasst hat, ohne dieselbe schwerer zu schwimmen vermag.

Es ist also bis jetzt kein Beweis gefunden, der zu der Annahme zwingt, die Schwimmblase sei ein Bewegungsorgan. Im Uebrigen zeigt der Vergleich, dass der Hai an Beweglichkeit keinem Fische mit Schwimmblase nachsteht.

Auf Grund der Secretionshypothese hatte Moreau folgerichtig die respiratorische Function ausgeschlossen und die Quantitätsänderungen des Sauerstoffs als das Wesentliche erachtet.

Es bliebe jetzt zu entscheiden, ob nicht vielmehr die Qualitätsänderung bei diesem Vorgange das wichtigste ist, mit anderen Worten, ob die Schwimmblase respiratorischer Function dient. Ehe ich dieser Frage näher treten kann, muss ich wissen, ob A. Moreau Recht hat zu behaupten, die Schwimmblase secernire Sauerstoff.

Zunächst fragt es sich, welche Gase die Schwimmblase enthält. Analysen derselben finden sich in grosser Masse bei: Configliachi, Biot, Humboldt, Provençal, Erman, F. Schultze, Bjeletzky und Anderen. Sie zeigen, dass in der Schwimmblase drei Gase enthalten sind, nämlich Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure. Versuche, auch andere Gase darin nachzuweisen, sind stets negativ ausgefallen. Die Proportionen dieser Gase sind äusserst wechselnd, so dass man keine Einheit in denselben zu entdecken vermag. Es zeigt sich im Allgemeinen, dass der Sauerstoffgehalt mit der Tiefe zunimmt in der der Fisch gefangen wurde. Die Grenzen, in denen sich die Mengen der einzelen Gase bewegen, sind Folgende: N 10 % bis 100 %, O 0 % bis 90 % und CO_2 0 % bis 5 %. Es fällt auf, dass dies dieselben Gase sind, die in der Umgebung des Fisches vorkommen. Die Versuche, die Moreau zu seiner Ansicht führten,

sind kurz folgende. Sehe man zu, ob seine Schlüsse richtig sind.

1) Moreau entzieht Fischen durch Trocart oder Luftpumpe Luft, und setzt sie in das Wasser zurück. Nach einiger Zeit hat sich die Luft erneuert. Er tödtet den Fisch und analysirt dieselbe. Er findet, dass sich der Sauerstoff absolut und relativ vermehrt hat. Der Versuch beweist allerdings, dass sich der Sauerstoff vermehrt hat, aber er schliesst nicht aus, dass auch die anderen Gase zugenommen haben.

2. Zwei Grondins haben lange Zeit unter gleichen Verhältnissen in einem flachen Behälter gelebt. Die Gase des einen werden untersucht, es zeigen sich 16% Sauerstoff, der andere wird 8 m versenkt, er zeigt 52% Sauerstoff. Auch dieser Versuch beweist nur, dass der Sauerstoff zugenommen hat und widerlegt nicht, dass auch die anderen Gase sich vermehrt haben.

3. Moreau nimmt vier Schleie und durchschneidet ihnen den Sympathicus. (Die Schleie haben gewöhnlich 6 bis 8% Sauerstoff in der Schwimmblase.) Nach fünf Tagen tödtet er den ersten, er zeigt 10% Sauerstoff, nach 15 Tagen den zweiten, er zeigt 12%, nach 17 Tagen den dritten, er findet 17%, nach 26 Tagen den vierten und findet 27%. Ein anderer Schlei, welcher in demselben Gefäss gelebt hatte zeigte 4,56% und noch ein anderer, an dem die ganze Operation ohne Durchschneidung des Sympathicus gemacht war, zeigte 5%. Auf Grund dieser Versuche meint Moreau, der Sympathicus bedinge die Secretion des Sauerstoffs. Bei den Versenkungsversuchen solle der Druck des Wassers irgendwie auf den Sympathicus wirken und dadurch die Sauerstoffausscheidung zur Folge haben. Die Menge der Gase bei der Durchschneidung des Nerven war dieselbe geblieben, es musste also Stickstoff und Kohlensäure auf irgend eine Art aus der Blase verschwunden sein. Hieraus folgt, dass dieser Versuch nicht identisch mit den Versenkungsversuchen, wo die Gesammtmenge der Gase zugenommen hatte, während hier sich nur die Proportionen verändert hatten. Bei den versenkten Fischen nahm ferner der Sauerstoffgehalt in wenigen Tagen bis 60% zu, während bei den operirten Fischen dieser Gehalt erst in 26 Tagen auf 27% stieg. Es scheint mir aus

diesem Versuch hervorzugehen, dass der Sympathicus wohl auf die Zusammensetzung der Gase Einfluss hat, aber nicht auf deren Vermehrung oder Verminderung. Hiermit vergleiche man nach folgenden Versuch: Bringt man Fische in Wasser, dessen Sauerstoffgehalt allmählig abnimmt, so vermögen sie den Sauerstoff aus ihrer Schwimmblase vollständig zu absorbiren. Der Versuch von Moreau scheint mir also nicht eindeutig zu sein, denn wenn unter Umständen der Sauerstoff vollkommen verbraucht werden kann, so könnte darin die Wirkung des Sympathicus zu suchen sein und seine Durchschneidung besagen, dass der auf irgend eine Weise hineingekommene Sauerstoff nicht mehr so vollständig wie früher, absorbirt zu werden vermag.

Demnach haben die Versuche Moreau's die Secretion des Sauerstoffs nicht erwiesen. Nur so viel haben sie erwiesen, dass Volumenschwankungen mit Quantitätsänderungen der Gase einhergehen und dass bei letzterem der Sauerstoff eine Hauptrolle spielt. Im Uebrigen haben die Versuche gezeigt, dass auch Stickstoff und Kohlensäure sich vermindern, indem Sauerstoff bei constantem Volumen zunimmt, und sich vermehren können, indem letzterer bei gleichem Volumen abnimmt. Die Vermehrung des Stickstoffs ergiebt sich auch daraus, dass bei Fischen aus 1000 m Tiefe, deren Schwimmblasengas ungefähr unter dem hundertfachen Luftdruck steht und aus 87% Sauerstoff und 13% Stickstoff zusammengesetzt ist, der Partiardruck des letzteren gleich 13 Atmosphären ist. Ausserdem hat Hüfner nachgewiesen, dass beim Kilch, der in grosser Tiefe des Bodensees lebt, die Schwimmblase zuweilen reinen Stickstoff enthält. Dieser Stickstoffgehalt scheint durch Diffusion aus dem Wasser nicht erklärlich, da letzteres in allen Tiefen gleich viel Luft absorbirt hat. Man müsste demnach Moreau's Ansicht dahin verändern, dass der Fisch auch Stickstoff zu secerniren im Stande ist. Doch dass man darunter keine Secretion verstehen kann, beweisen die Versuche von Frau Traube-Mengarini. Sie entnahm Fischen mit einem Trocart Luft und brachte sie in Wasser, das fortwährend mit Wasserstoff gesättigt wurde, doch so, dass der Fisch nirgends in directe Berührung mit dem Gase kommen konnte. Nach 72 Stunden wurde

der Fisch getödtet. Es fand sich in seiner Blase Wasserstoff 3,30 ccm, Stickstoff 3,70 ccm und Kohlensäure 0,10 ccm. Dieser Versuch zeigt, dass der Fisch keinen Sauerstoff secernirt hat, trotzdem er sein Volumen vergrösserte, was nach A. Moreau die Bedingung zur Secretion des Sauerstoffs abgiebt. Diese Secretion würde also abhängig sein von dem Vorhandensein des letzteren im Wasser. Behielte man also die Vorstellung von Moreau bei, der Sauerstoff werde durch Drüsenthätigkeit d. h. aus chemischen Verbindungen abgeschieden, so könnte diese noch allenfalls auf die Stickstoffausscheidung übertragen werden, da auch dieses Gas stets in der Umgebung des Fisches vorhanden ist. Auf keinen Fall aber ist es möglich, auf diese Weise die Ausscheidung des Wasserstoffs zu erklären.

Noch einen anderen sehr wichtigen Versuch machte Obige: Sie brachte Fische in Wasser, das fortwährend mit Luft und Wasserstoff gesättigt wurde, ohne dass die Fische mit dem Gas in directe Berührung kamen. Nach etwa fünf Stunden zeigte sich Wasserstoff in der Blase. Da die Fische durch ein vorher in's Maul geschobenes Korkstückchen für das Wasser zu leicht gemacht waren, hatten sie nicht nöthig, Gas aufzunehmen. Der Versuch zeigt, dass ein Austausch zwischen Gasen des Wassers und denen der Schwimmblase Statt hat, der unabhängig von den Bedürfnissen des Fisches ist und dass ferner der Fisch den Sauerstoff nicht einem anderen Gase vorzieht.

Durch diese Versuche ist die Secretionshypothese völlig widerlegt und erwiesen, dass die in der Blase enthaltenen Gase dieselben sind, wie die im Wasser gelösten. Mit dieser Einsicht fällt auch die Voraussetzung, die Moreau zu solchem hartnäckigen Vertheidiger der hydrostatischen Function machte und auf Grund derer er die respiratorische zurückwies. Wenn also ein Austausch der Gase Statt findet, so fragt es sich, auf welchem Wege dies geschieht. Dass die Gase nicht durch die Seitenwände des Fisches hindurch diffundiren, erhellt aus dem Umstande, dass der Sauerstoff bei seinem Durchgange durch die Gewebe zu CO_2 verbrannt oder vom Blute weggeführt werden würde. Die Gase können also nur durch das Blut selbst übergeführt werden. Die

Schwimmblase wird versorgt von der Arterie des vierten Kiemenbogens. Der Weg ist also folgender: Das venöse Blut kommt vom Herzen, tauscht in den Kiemenblättchen seine Gase mit denen des Wassers aus und geht zur Schwimmblase, wo es sich in wundernetzartigen Verzweigungen vertheilt. Ausserdem bekommt dieselbe noch Gefässe von der Aorta descendens.

Ich hatte vorhin die Kohlensäure in der Schwimmblase nicht berücksichtigt. Diese anatomische Anordnung erklärt ihr geringes Vorkommen ohne Weiteres; denn das Wasser, welches CO_2 energisch absorbirt, hat letztere dem Blut in den Kiemen entzogen.

Die Schwierigkeit würde jetzt darin liegen, zu erweisen, wie das Gas aus dem Blut in die Schwimmblase kommt. Da die Gase dieselben sind, wie im Wasser, so besteht das Problem darin, zu ermitteln, welchen Gesetzen das Freiwerden von Gasen aus Flüssigkeiten unterworfen ist. Leider ist darüber so gut wie Nichts bekannt. Dufour allein giebt an, dass Gase aus übersättigten Lösungen nur an der Stelle freiwerden, wo sie mit irgend einem Gas zusammenstossen. Ich habe die Versuche nachgemacht und kann sie nur bestätigen.

Aehnlich stösst das Blut in den Capillaren der Schwimmblase mit einem Gas zusammen, nur mit dem Unterschiede, dass es hier noch durch eine Membran von dem Gas getrennt ist. Ich habe desshalb Versuche angestellt, um zu ermitteln, welchen Gesetzen das Freiwerden von absorbirten Gasen durch Membranen unterliegt. Leider sind diese Versuche noch nicht zu Ende geführt. Nur soviel kann ich sagen, dass, wenn man ein gemessenes Luftvolumen von lufthaltigem, sich stets erneuerndem Wasser trennt, die in letzterem gelöste Luft verhältnissmässig schnell durch die Membran tritt. Es würde zwecklos sein, hier näher auf die Einzelheiten einzugehen.

Scheint nach diesen Erwägungen das Eindringen der Gase auf physikalischen Gesetzen zu beruhen, so müsste man eine Zusammensetzung erwarten, die der Spannung der im Blut gelösten Gase entspricht und die sich immer wieder herzustellen sucht. Analysen von Gasen, die man aus Fischblut ausgepumpt hat, sind mir nicht bekannt. Doch scheint mir die richtige Zusammensetzung

der Gase die zu sein, die Moreau fand, als er Fischen unter guten Bedingungen wiederholt Luft entzog. Nach Erneuerung derselben fand er schliesslich 90 Procent O. Höher stieg dieser Gehalt nie. Vermindert wird der Sauerstoffgehalt durch das Bedürfniss des Fisches. Lässt man Fische in einer geringen Menge Wasser athmen, ohne dass letzteres erneuert wird, so absorbiren sie den in ihrer Blase enthaltenen Sauerstoff und ersetzen ihn durch Stickstoff. Aehnliches scheint auch bei den berühmten Athmungsversuchen von Humboldt und Provençal der Fall gewesen zu sein. Sie sahen Sauerstoff verschwinden und schlossen, der Fisch assimilire ihn. Dass dem nicht so ist, hat Gréhant bewiesen, der bei Athmungsversuchen fand, dass Fische mit Schwimmblase bald eine kleine Menge Stickstoff absorbiren, bald ausscheiden. Entfernte er die Blase durch Operation, so blieb der Stickstoff constant. Von allen diesen Umständen wird die Zusammensetzung der Gase abhängen. Dass Tiefseefische gewöhnlich mehr Sauerstoff enthalten, wird daraus verständlich, dass bei gleicher Absorption der Sauerstoffgehalt procentisch langsamer abnimmt, als bei Fischen an der Oberfläche. Doch eins erscheint noch wunderbar. Da einerseits erwiesen ist, dass ein Austausch zwischen Gasen des Wassers und der Schwimmblase stattfindet, andererseits feststeht, dass die Blasenluft, die in 1000 m Tiefe unter 100 Atmosphären Druck steht, nicht in das Wasser zurückdiffundirt, so muss durch den Wasserdruck ein Umstand geschaffen werden, der den Druck der Luft, unbekümmert um ihre Zusammensetzung, proportional dem Druck des Wassers hält. Senkt sich der Fisch, so wird Luft frei, hebt er sich, so wird absorbirt. Die Ausscheidung und Absorption hört auf, sowie der Fisch sein normales Volumen hat. Senkt er sich, so werden die elastischen Rippen nach innen gedrückt, steigt er, nach aussen; im ersten Fall ist der Druck der Luft in der Blase etwas kleiner als der Druck des äusseren Wassers, im zweiten Fall etwas grösser. Dies scheint die Ausscheidung und Absorption zu begleiten.

Was nun eigentlich das Freiwerden der Gase unter allen Drucken vor sich gehen lässt, bleibt räthselhaft.

Wir sehen hier ein Missverhältniss zwischen der

Spannung der im Blut oder Wasser absorbirten Gase und denen in der Schwimmblase. Doch das ist dasselbe Problem, wie bei den Lungen der höheren Thiere, wo nach Ch. Rohr die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe keineswegs als blosse Diffusion erklärt werden kann. Wie dem auch sein mag, so lange nicht Klarheit darüber herrscht, unter welcherlei Bedingungen Gase aus Flüssigkeiten frei werden, ist es nicht zweckmässig, die Erscheinungen aus den vitalen Eigenschaften der Zelle zu erklären und damit das Problem ad acta zu werfen.

Trotz alledem genügt es, nachgewiesen zu haben, dass die Sauerstoffaufnahme im Freimachen physikalisch absorbirter Gase besteht, um sagen zu können, die Schwimmblase sei eine Lunge. Wie geht also die Athmung vor sich?

Betrachtet man die erstaunlich kleine Blutmenge, die ein Fisch besitzt, so ist einleuchtend, dass der Sauerstoffgehalt des Blutes schon bei sehr wenig grösserem oder geringerem Verbrauch des Organismus stark schwanken muss.

Des Nachts geht der Fisch auf den Grund des Wassers. Seine Muskelthätigkeit ruht, sein Stoffwechsel ist verringert. Gleichzeitig ist er comprimirt und vermehrt sein Volumen hauptsächlich durch Abscheidung von Sauerstoff. Das Blut in der Vene der Schwimmblase wird daher sehr arm an Sauerstoff sein, das Blut dagegen, welches aus dem Körper kommt, wird weniger Sauerstoff verloren haben, da das Bedürfniss für letzteren in der Ruhe abgenommen hat. Das Blut beider mischt sich im Herzen und wird so seine gewöhnliche Beschaffenheit haben.

Umgekehrt, kommt der Fisch am Tage in die Höhe, so verringert er sein Volumen, indem er den zur Nacht aufgespeicherten Sauerstoff absorbirt. Da das Sauerstoffbedürfniss am Tage sehr viel grösser ist, so wird das Blut aus den Körpervenen übermässig venös sein, es mischt sich mit dem Blut aus der Schwimmblase, das ausser in den Kiemen auch noch aus letzterer Sauerstoff aufgenommen hat, um so auch hier wieder seine gewöhnliche Beschaffenheit zu erlangen. — Man könnte die Auscheidung von Sauerstoff mit einem Inspirium

und die Absorption mit einer wirklichen Athmung vergleichen.

Es ist möglich, dass der Fisch sich beider während eines Tages öfter bedient.

Die zahlreichen Analysen Erman's, welche starke Schwankungen im Sauerstoffgehalt zeigen, beim Hecht z. B. zwischen 1 % und 25 %, sind der Auffassung günstig, dass der Fisch in der That diesen Gebrauch von seiner Schwimmblase macht.

Was kann nun zur Anlage der Schwimmblase geführt haben? Quinquand (Compt. rend. 76, 1141) hat die Thatsache aufgedeckt, dass der Sauerstoffverbrauch mit der Temperatur enorm steigt. Zwei Goldkarpfen von zusammen 1693 g Gewicht verbrauchten pro Stunde und Kilogramm 14,8 ccm bei einer Temperatur von 2°; stieg letztere auf 30°, so verbrauchten sie auf dieselbe Einheit berechnet 147,8 ccm. Das Sauerstoffbedürfniss hat sich also verzehnfacht. Diese Thatsache erklärt auch das Verhalten der Fische bei heissem Wetter. Unter diesen Umständen sieht man Fische an die Oberfläche kommen und gierig nach Luft schnappen. Dass sie dadurch mehr Sauerstoff aufzunehmen im Stande sind, hat Frau Traube-Mengarini bewiesen. Dieser besonderen Art, durch Luftverschlucken zu athmen, bedient sich der Cobitis fossilis gewöhnlich.

Nimmt man also an, die ersten Fische ohne Schwimmblase hätten, wenn das Wasser periodisch zu heiss oder von Gasen organischer Substanz erfüllt war, ihr Sauerstoffbedürfniss durch Luftverschlucken befriedigt, so liesse sich denken, dass der Darm sich dieser Gewohnheit angepasst und durch Ausbuchtung an einer beliebigen Stelle bis zum Magen hinab die Schwimmblase angelegt habe. Durch eintretende Diffusionsverhältnisse, wie sie oben beschrieben wurden, könnte sich dieselbe weiter entwickelt haben.

Denkt man sich nun weiter, Fische mit offenem Ductus pneumaticus seien periodischer Trockenheit ausgesetzt gewesen, so würden sie dadurch geathmet haben, dass sie Luft in die Schwimmblase durch Verschlucken brachten. Ferner würden durch die Trockenheit ihre Kiemenblättchen gelitten haben und zwar die des vierten Kiemenbogens zuerst, da sie am Wenigsten vom

Kiemendeckel vor Austrocknung geschützt sind. Die Verödung der Capillaren des vierten Kiemenbogens würde die Arterie der Schwimmblase zur Arteria pulmonalis machen. Die von der Aorta zur Schwimmblase gehenden Gefässe würden bei diesem Vorgange natürlich arteriell bleiben. Die echten Schwimmblasen unterscheiden sich also von denen der Dipnoër dadurch, dass bei letzteren durch Ausfall des eben genannten Capillarsystems, was diesen Fischen zur Aufnahme der Gase aus dem Wasser dient, die unmittelbare Luftaufnahme durch die Trachea tritt.

Veröden durch die Austrocknung auch die Capillaren der drei ersten Kiemenbögen, so würde zuerst mehr Blut durch die Arteria pulmonalis fliessen und dann drei einfache Aortenbögen entstehen. Diese Lunge würde sich in nichts von der der Amphibien unterscheiden.

Zum Schlusse erfülle ich noch die angenehme Pflicht, dem Geh.-Rath Hrn. Prof. Dr. E. du Bois-Reymond meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen, sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit, als auch für die vielseitigen Unterstützungen und Hinweisungen, besonders auf die Versuche von A. Moreau und Frau Traube-Mengarini.

Thesen.

I.

Die Anatomie allein ist nicht hinreichend, um die Function eines Organs zu erklären.

II.

Die teleologische Untersuchungsmethode hat einen grossen heuristischen Werth.

III.

Bei frischen tuberculösen Gelenkaffectionen jüngerer Personen ist die Injection von Jodoformglycerin mit gleichzeitiger Ruhigstellung des Gelenks die beste Therapie.

Lebenslauf.

Verfasser dieser Arbeit, Bruno Priefer, evangelischer Confession, Sohn des Polizei-Inspectors Priefer, wurde am 10. Juli 1867 zu Sommerfeld in Brandenburg geboren. Seine wissenschaftliche Vorbildung erhielt er bis zur Tertia auf der höheren Knabenschule zu Sommerfeld, von da ab auf dem Gymnasium zu Guben, welches er Ostern 1888 mit dem Zeugniss der Reife verliess. Vom 14. April bis 1. October desselben Jahres genügte er seiner Dienstpflicht mit der Waffe bei der 10. Compagnie des Kaiser-Alexander-Garde-Grenadier-Regiments No. 1. Während dieser Zeit war er an der Friedrich-Wilhelms-Universität bei der medicinischen Facultät immatriculirt. Nach beendeter Dienstzeit wurde er in das Königl. medicinisch-chirurgische Friedrich-Wilhelms-Institut zu Berlin aufgenommen. Am 16. Juli 1890 bestand er die ärztliche Vorprüfung, und am 6. Juli 1892 das Examen rigorosum.

Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen, Kliniken und Curse folgender Herren:

v. Bardeleben, v. Bergmann, du Bois-Reymond, Dilthey, Ewald, Fräntzel, Gerhardt, Goldscheider, Gurlt, Gusserow, Hartmann, Hertwig, Hirsch, v. Hofmann (†), Jolly, Israel, Köhler, Kossel, Kundt, Leuthold, G. Lewin, Leyden, Liebreich, Liman (†), Olshausen, Oppenheim, Renvers, Rubner, Salkowsky, Schulze, Schweigger, Schwendener, Siemerling, R. Virchow, Waldeyer, Wittmack.

Allen diesen Herren, seinen hochverehrten Lehrern, spricht der Verfasser seinen ehrerbietigsten Dank aus.